ACTA PARASITOLOGICA POLONICA
VOL. VI WARSZAWA 1958

Z Pracowni Parazytologii Ogólnej Zakładu Parazytologii PAN
Kierownik Zakładu: prof. dr Witold Stefański, członek PAN
Kierownik Pracowni: prof. dr Włodzimierz Michajłow

Alicja GUTTOWA

Dalsze badania nad wpływem temperatury na rozwój zarodków tasiemca *Triaenophorus lucii* (Müll.) w jajeczkach, oraz na inwazyjność powstałych z nich onkosfer

Further research on the effect of temperature on the development of the cestode *Triaenophorus lucii* (Müll.) embryos in eggs, and on the invadability of their oncospheres

Praca niniejsza powstała w wyniku kontynuacji badań nad wpływem temperatury na rozwój embrionalny i inwazyjność onkosfer *Triaenophorus lucii* (Müll.). Pragnęłam uwzględnić w niej zagadnienia, które wyłoniły się w toku poprzednich doświadczeń nad wpływem temperatury na rozwój embrionalny oraz na powstawanie inwazyjności larw tasiemców jako ich właściwości fizjologicznej (Guttowa, 1955—56). Stwierdzono wówczas, że inwazyjność populacji larw, określana za pomocą wskaźnika inwazyjności (stosunek przeciętnej liczby larw przypadającej na każdego kontaktowanego z nimi żywiciela do takiejże liczby z hodowli kontrolnej wyrażony w procentach), jest zmienna i zależy od temperatury, w jakiej utrzymywane są jajeczka, a następnie larwy. Obecnie chodziło między innymi o stwierdzenie, czy ciepło jest czynnikiem warunkującym powstanie inwazyjności i czym można tłumaczyć tak wyraźną wrażliwość wczesnych stadiów rozwojowych na zmianę temperatury u gatunku, który dojrzewa i produkuje jajeczka w okresie zimowym, jak również o dokładniejsze zbadanie wpływu zmian temperatury w węższych granicach.

Wpływ temperatury na rozwój jaj i larw niektórych gatunków tasiemców badali między innymi Markowski (1935), Freeman (1952), Fiedorow (1956). Wyniki ich badań potwierdzają ogólną prawidłowość, że im niższa jest temperatura, tym wolniej przebiegają procesy embrionalne i tym większa jest śmiertelność jajeczek i larw. Granica wytrzymałości na obniżenie temperatury jest jednak w każdym przypadku inna. W żadnej z tych prac autorzy nie rozważają bliżej przyczyn tych zjawisk i nie zajmują się sprawą inwazyjności.

Materiał, metoda

Doświadczenia wykonane zostały w okresach 1. II. — 15. V. 1956 i 1. II. — 1. V. 1957. Jajeczka *T. lucii* (Müll.) pobierano z członów żywych osobników tego tasiemca pochodzących z jelit szczupaków sprzedawanych w Warszawie. Jako żywiciel pośredni używany był *Cyclops strenuus strenuus* Fischer, uznany za jednego z głównych pierwszych żywicieli pośrednich (Michajłow, 1932). Ten sam żywiciel używany był w doświadczeniach poprzednich (Guttowa, 1955—56), co pozwala na porównanie uzyskanych wówczas wyników z danymi obecnymi. W celu znalezienia temperatury krytycznej, tj. takiej, poniżej której w rozwoju embrionalnym zachodzą zakłócenia w postaci zahamowania tempa rozwoju, wzrostu procentu śmiertelności zarodków, wreszcie zmian inwazyjności wylęgających się larw pochodzących z jajeczek długotrwale chłodzonych, prowadzono kilka serri hodowli w różnych temperaturach. Jajeczka po wydobyciu z członów tasiemca umieszczano w szalkach Petri w chłodniach w temperaturach 0—2°C, 2—4°C, 5—6°C, 8—9°C. Ponadto utrzymywano stale hodowlę kontrolną jajeczek pochodzącą od tych samych okazów tasiemców w celu porównywania wyników. W temp. 0—2°C, gdzie wylęg nie następował, jajeczka wystawiano po 7, 14, 21, 28, 35, 42 dniach chłodzenia do temperatury 18—20°C, po czym badano procent wylęgu i stopień inwazyjności populacji wylęgających się larw z poszczególnych chłodzonych hodowli metodami uprzednio już szczegółowo omówionymi (Guttowa, 1955—56). Jajeczka pobierane w określonym dniu z hodowli w chłodni dzielono na porcje: część umieszczano w temperaturze pokojowej (18—20°C), część w 22°C i część w 30°C. Procent wylęgu i inwazyjność populacji larw ustalano również wyżej wspomnianymi metodami. W temperaturze 2—4°C, gdzie larwy zaczynały się wylęgać po 21—23 dniach pobytu w chłodni, izolowano co dzień wylęgłe larwy i kontaktowano je z oczlikami. W hodowlach, trzymanych w temperaturach 5—6°C i 8—9°C, wylęg następował zawsze po kilkunastu dniach, przebieg dalszych badań był analogiczny jak w przypadkach poprzednich. Doświadczenia przeprowadzano w ciągu dwóch sezonów zimowo-wiosennych w sześciu seriach w celu porównywania wyników oraz uzupełnienia brakujących obserwacji. Ogółem przebadano 1320 oczlików skontaktowanych z koracidiami *T. lucii*, pochodzącymi z hodowli prowadzonych w różnych warunkach termicznych. Najobfitsze jajeczkowanie obserwowano zwykle w miesiącach lutym i marcu i w tych też miesiącach prowadzono najwięcej doświadczeń.

Rozwój embrionalny *Triaenophorus lucii* (Müll.) w t° = 0—2°C

Jajeczka *T. lucii* umieszczano w lodówce, w której temperatura wahała się na górnej półce od 0° do 2°C, na dolnej od 2° do 4°C. Przebieg rozwoju jajeczek w temperaturze 0—2°C obserwowano przez okres 42 dni. Charakterystycznym zjawiskiem było niezwykle wolne tempo zmian embrionalnych. Jajeczka przez 11—15 dni nie wykazywały niemal żadnych uchwytnych zmian, około 11 dnia pojawiać się zaczynało w niektórych jajeczkach lekkie rozjaśnienie centralne, które utrzymywało się bez zmian przez okres 35 dni lub dłużej; około 42 dnia jajeczka były w 80% zwakuolizowane, co świadczyło już o całkowitej ich niezdolności do rozwoju i o śmierci zarodka. Z faktów tych wypływa wniosek, że przebywanie w temperaturze 0—2°C wstrzymuje bardzo znacznie procesy embrionalne, wskutek czego zarodki rozwijają się bardzo wolno, a w przypadku przedłużania się okresu chłodzenia giną. Jak dalece jednak zaznacza się wpływ czasu przebywania w tej temperaturze na możliwość powstania larw po przeniesieniu jajeczek do temperatury wyższej, przekonują następujące doświadczenia: Po 7, 14, 21, 28, 35 dniach chłodzenia w temperaturze 0—2°C wystawiano jajeczka do temperatury 18—20°C. Zwykle po 2—3 dniach następował wylęg larw. Im dłużej jajeczka przebywały w temperaturze 0—2°C, tym silniej wyrażał się ujemny wpływ tej temperatury na zarodki. Najjaskrawiej wpływ ten zaznacza się w procencie wylęgu larw (stosunek liczby opuszczonych przez nie jajeczek do jajeczek zawierających zarodki), który po 7 dniach chłodzenia niemal nie różni się od takiegoż w hodowlach kontrolnych, po 14 dniach maleje do 56%, po 35 dniach do 20%, po 42 dniach giną już niemal wszystkie zarodki. Równolegle do spadku procentu wylęgających się larw maleje długość okresu lęgu (czas od ukazania się pierwszych koracidiów do momentu wylęgania się ostatnich) (7 dni przy 7 dniach chłodzenia, 2 dni przy 35 dniach chłodzenia).

Na podobne zjawiska, występujące pod wpływem chłodzenia jajeczek *Diphyllobothrium latum*, zwraca uwagę Fiedorow (1956). W doświadczeniach jego zaznaczał się ujemny wpływ temperatur nieco wyższych (2—6°C, 4—8°C) na procent wylęgłych larw, spadał on do połowy po 16 dniach chłodzenia, zaś po 30 dniach wszystkie jajeczka ginęły.

Oprócz procentu wylęgających się larw badałam ich inwazyjność. Wskaźnik inwazyjności populacji larw, wylęgających się z poszcze-

gólnych hodowli prowadzonych w temperaturze 0—2°C, po ich przeniesieniu do wyższej temperatury wyraźnie maleje w miarę przeciągania się okresu chłodzenia. Odpowiednie dane zestawione są w tabeli I.

Tabela I

Rozwój *T. lucii* po różnych okresach chłodzenia
Development of *T. lucii* after various cooling periods

pobyt jaj w t° 0 — 2°C (dni) staying of eggs in t° 0—2°C (in days)	7		14		21		28		35	
t° wylęgu t° of hatching	18°	22°	18°	22°	18°	22°	18°	22°	18°	22°
wylęg w dniach hatching after days	7	2	1,5	5	3	1	3	1	2	—
% wylęgłych larw % of hatched larvae	98	95	55,9	50	28	5	20	5	20	—
wahania inwazyjności oscillations of invadability	2,5 — 4,2	2,5 — 4,9	1,4 — 2,3	0,7 — 0,9	0,4	0,5	0,4	0,1	0,05	—
średnia inwazyjność average invadability	2,8	3,7	1,9	0,8	0,4	0,5	0,4	0,1	0,05	—
wskaźnik inwazyjności index of invadability	40,5	53,6	30,1	12,4	5,7	7,2	5,7	1,4	0,7	—

Dane te przemawiają za przypuszczeniem, że w wodach, gdzie temperatura przez długie okresy czasu utrzymuje się w granicach 0—2°C, nie może dojść do wylęgu larw *T. lucii*. Nawet gdy nastąpi po pewnym czasie podwyższenie temperatury wody, larwy powstają jedynie z części jajeczek i tylko pewien ich odsetek odznacza się inwazyjnością w stosunku do pierwszego żywiciela pośredniego. W ten sposób szanse zamknięcia cyklu rozwojowego są w tych warunkach małe. Celem stwierdzenia czy wysokość temperatury (a więc i odpowiedni dopływ ciepła) wpłynie na rozwój i inwazyjność zarodków

uprzednio trzymanych w temperaturze 0—2°C, jajeczka przenoszono jednocześnie do temperatury 18°, 22° i 30°C. Jak wskazują dane zestawione w tabeli I, pobyt jaj po okresie chłodzenia w wyższej temperaturze (22°C) nie powoduje zwiększenia procentu wylęgłych larw, lecz w tych warunkach zaznacza się nawet tendencja w kierunku jego spadku (w porównaniu z danymi dla 18°C), coraz większa w miarę przedłużania się okresu chłodzenia. Należy dodać, że górna granica wytrzymałości jajeczek na ciepło znajduje się poniżej 30°C, w tej bowiem temperaturze wszystkie jajeczka ginęły w przeciągu jednej doby. Jak wynika z doświadczeń, również wskaźnik inwazyjności populacji larw, powstałych z jajeczek „chłodzonych", po przeniesieniu ich do t. 22°C raczej ogólnie biorąc maleje w porównaniu z odpowiednimi danymi dla 18°C. Ogólnie można stwierdzić, że samo przeniesienie jajeczek do temperatury wyższej, a więc i dopływ odpowiednich ilości ciepła, nie jest jedynym czynnikiem umożliwiającym powstanie charakterystycznej właściwości larw, jaką jest ich inwazyjność. Gra tu decydującą rolę czas przebywania jajeczek w temperaturze 0—2°C. Im czas ten jest dłuższy, tym mniejszy jest wskaźnik inwazyjności populacji larw wylęgłych po przeniesieniu jajeczek do wyższej temperatury.

Rozwój embrionalny *Triaenophorus lucii* (Müll.) w t° = 2—4°C

W temperaturze 0—2°C, jak widać z powyższych danych, nie dochodzi do wylęgu larw nawet po 42 i więcej dniach chłodzenia. W kilkakrotnie powtarzanych doświadczeniach jajeczka, przetrzymywane 42 dni w temperaturze 0—2°C, po wystawieniu do temperatury pokojowej ginęły nie wykazując żadnych śladów dalszego rozwoju. Zaszła więc konieczność przebadania zjawisk zachodzących w temperaturze nieco wyższej (2—4°C). W temperaturze 2—4°C dochodziło zwykle po 21 dniach do pierwszego wylęgu kilku larw, których liczba każdego następnego dnia wzrastała, dając po dalszych 14—15 dniach około 58% wylęgu. Obserwacje hodowli prowadzonej w temperaturze 2—4°C nasuwały wniosek o możliwości rozwoju przynajmniej części jajeczek w tych warunkach. Rozjaśnione pola wewnątrz komórek jajowych, świadczące o dokonującej się gastrulacji, można było obserwować już po pięciu dniach od chwili założenia hodowli; 9 dnia już 50% jajeczek osiągało postać gastruli, dalszy rozwój trwał również około 9 dni. 19 dnia obserwowano lekki ruch larw wewnątrz skorupek jajowych. Pierwsze nieliczne larwy wylęgały się

zwykle 21 dnia od chwili wstawienia hodowli do temperatury 2—4°C. Okres od wylęgu pierwszych do pojawienia się ostatnich larw jest w tych warunkach długi, wynosił on zwykle 15 dni. Procent wylęgłych larw wahał się w granicach 58—61%. Duża śmiertelność jajeczek i nierównomierność rozwoju, na co wskazuje długi okres lęgu, wydają się przemawiać za tym, że temperaturę 2—4°C można traktować jako taką, w której mogą już zachodzić skutecznie procesy rozwojowe, lecz tylko w pewnym odsetku jajeczek.

Badając inwazyjność wylęgających się codziennie onkosfer można było stwierdzić, że stopień inwazyjności poszczególnych każdodniowych populacji leżał również poniżej normy, tzn. był mniejszy niż w hodowli kontrolnej. Średnia inwazyjność populacji onkosfer wylęgłych w temperaturze 2—4°C wynosiła 4,6, granice wahań wynosiły 3,7—5,6. Procentowy wskaźnik inwazyjności populacji wynosił 66,6. Na podstawie powyższych wyników można by stwierdzić, że pobyt w temperaturze 2—4°C nie sprzyja pełnemu rozwojowi *T. lucii*, obniżając procent wylęgłych z jajeczek larw i stopień inwazyjności powstałych populacji larw. W tych warunkach tylko część osobników może osiągnąć stan umożliwiający dalszy rozwój i zamknięcie cyklu życiowego.

Rozwój embrionalny *Triaenophorus lucii* (Müll.) w temperaturach od 5°C do 20°C

Jajeczka trzymano w temperaturze 5—6°, 8—9° oraz 18—20°C. Wyniki uzyskane drogą obserwacji hodowli, prowadzonych w tych trzech przedziałach temperatury, poza tempem rozwoju niewiele od siebie odbiegają, na tej też podstawie potraktowano temperatury 5—20°C w zasadzie jako jeden przedział. Jak już wspomniałam, różnice występują w tempie rozwoju trzech hodowli prowadzonych w wyżej wymienionych temperaturach. Jajeczka, rozwijające się w temperaturze 5—6°C, już 5 dnia od chwili wstawienia do chłodni wykazywały daleko posunięty rozwój embrionalny, 8 dnia dobrze już były widoczne zarysy larw, 10 dnia w wielu jajeczkach odbywał się lekki ruch larw, a 11 dnia następował pierwszy wylęg pojedynczych larw. Wylęg następował w chłodni, bez światła, co wskazuje na to, że nie jest on uzależniony od bodźca świetlnego koniecznego przy wylęgu larw *Diphyllobothrium latum* (L.) (Vogel, 1930) i *Bothriocephalus scorpii* (Müll.) (Markowski, 1935). Moje obserwacje potwierdziły w tym względzie wcześniejsze dane odnośnie *T. lucii* (Michajłow, 1951). W temperaturze 8—9°C wylęg następował już

7 dnia od chwili założenia hodowli. Natomiast w temperaturze 18—20°C, tzn. w hodowli kontrolnej, larwy zaczynały opuszczać jajeczka począwszy od 5 dnia po założeniu hodowli. Jeszcze większą zależność tempa rozwoju embrionalnego od temperatury obserwował Markowski (1935) na przykładzie *Bothriocephalus scorpii* (Müll.), gdzie przy temperaturze 5°C procesy embrionalne trwają 30—32 dni, a w temperaturze 15—20°C tylko 5 dni, i wylęg następuje masowo.

Tabela II
Rozwój *T. lucii* w różnych temperaturach
Development of *T. lucii* in various temperatures

temperatura hodowli temperature of culture	2 — 4°C	5 — 6°C	8 — 9°C	18 — 20°C
okres lęgu (dni) time of hatching (in days)	15	16	10	5
% wylęgłych larw % of hatched larvae	58	95	75	99
wahania inwazyjności oscillations of invadability	3,7 — 5,6	4,6 — 8,9	5 — 6,5	6,7 — 7,5
średnia inwazyjność average invadability	4,6	6,8	5,9	6,9
wskaźnik inwazyjności index of invadability	66,6	98,5	85,5	100

Procent wylęgłych larw w temperaturze 5—6°C osiąga maksimum i odpowiada obserwowanemu w hodowli kontrolnej. Tak samo przedstawia się sprawa inwazyjności populacji larw wylęgających się w tej temperaturze. Średnia inwazyjność populacji waha się w granicach 6,8—6,9, przy tym dodać należy, że w hodowlach kontrolnych najwyższa inwazyjność średnia populacji larw wynosiła 6,9, a więc wskaźnik inwazyjności populacji larw wylęgłych w temperaturze 5—6°C osiąga blisko 100%. Można na tej podstawie wyciągnąć wniosek, że przebywanie jajeczek w temperaturze powyżej 4°C daje pełne możliwości rozwoju larw *T. lucii* (Müll.).

Trudno jest określić temperaturę optymalną, w warunkach laboratoryjnych bowiem wynosi ona 15—20°C; w środowisku naturalnym, w miesiącach najsilniejszego jajeczkowania *T. lucii*, temperatura taka przypuszczalnie występuje niezwykle rzadko, dlatego też należy przy-

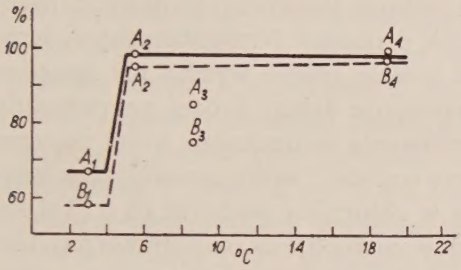
puszczać, że w środowisku naturalnym procesy rozwojowe zachodzą przeważnie w temperturach 4—10°C i, co za tym idzie, trwają znacznie dłużej niż w temperaturze 15—20°C.

Temperatura krytyczna i jej znaczenie w występowaniu *Triaenophorus lucii* (Müll.) w jeziorach

Na podstawie wyżej przytoczonych danych można postawić tezę, że rozwój jajeczek *T. lucii* może zachodzić jedynie w temperaturach pomiędzy 2°C i 30°C. Dokładniejsza analiza wyników doświadczeń wskazuje, że i w tym szerokim przedziale temperatur zachodzą dość istotne różnice w przebiegu rozwoju zarodków. Można ustalić granicę temperatury, powyżej której rozwój przebiega już bez wyraźniejszych zakłóceń i daje gatunkowi dużą szansę kontynuacji cyklu życiowego. Analizując dwa najistotniejsze elementy rozwoju zarodków, a więc procent wylęgłych larw i stopień inwazyjności populacji tych larw, można stwierdzić, że w temperaturze 2—4°C wylęga się niewiele ponad połowę larw (58%), inwazyjność populacji tych larw jest również znacznie niższa niż w hodowli kontrolnej, procentowy jej wskaźnik wynosi 66,6, a średnia liczba larw przypadająca na jednego kontaktowanego z populacją oczlika wynosi 4,6, podczas gdy w kontroli średnia inwazyjność wynosi 6,8—6,9 larwy na jednego kontaktowanego z larwami oczlika. W temperaturze nieco wyższej, a więc 5—6°C, następuje wzrost procentu wylęgających się larw, to znaczy zmniejszenie się ich śmiertelności, oraz wzrost wartości inwazyjnej populacji larw (wskaźnik inwazyjności wzrasta do 98%). Znamienny jest fakt, że w temperaturze 5—6°C larwy osiągają pełnię rozwoju fizjologicznego w tym samym prawie stopniu, co larwy z hodowli kontrolnej, a więc rozwijające się w temperaturze 20°C. Procent wylęgłych larw w temperaturze 5—6°C osiąga również wartość najwyższą. Różnica między rozwojem w temperaturze 5—6°C a 20°C polega jedynie na tempie zmian embrionalnych. A więc poza tą różnicą rozwój larw w temperaturach 5—6°C i 20°C przebiega w zasadzie bez zakłóceń. Obserwowany był wprawdzie w temperaturze 8—9°C pewien niewielki spadek procentu wylęgu oraz stopnia inwazyjności populacji larw, lecz przypadek ten nie wpływa w sposób istotny na wyrażone wyżej stwierdzenie. Na tej podstawie można bliżej określić temperaturę krytyczną dla rozwoju larw *T. lucii*.

Stosunki te można przedstawić w formie wykresu. Dość wyraźny próg w przebiegu rozwoju larw występuje przy temperaturze 4—5°C.

Powyżej tej temperatury następuje gwałtowny wzrost procentu wylęgłych larw oraz wzrost wskaźnika inwazyjności ich populacji. Można więc przyjąć, że temperatura 4°C jest najniższą, w której możliwy jest rozwój larw *T. lucii* bez zakłóceń. W temperaturze niższej od 4°C rozwój zarodków jest w mniejszym lub większym stopniu zahamowany w miarę zbliżania się do temperatury 0—2°C.



Wykres 1

———— wskaźnik inwazyjności w t. 2—20°C — index of invadability at 2—20°C.
— — — — procent wylęgłych larw w t. 2—20°C — percentage of hatched larvae at 2—20°C.
A_1, A_2, A_3, A_4 — punkty pomiarowe wskaźnika inwazyjności — measuring points of the index of invadability B_1, B_2, B_3, B_4 — punkty pomiarowe procentu wylęgu — measuring points of the percentage of hatching Tabela I — Table II).

Powstaje pytanie, czym można wytłumaczyć tak wyraźną specyficzność termiczną obserwowaną w rozwoju larw *T. lucii*. Do użycia terminu specyficzność upoważniają nas wspomniane wyżej dane z literatury, wskazujące na to, że temperatura krytyczna dla innych badanych tasiemców kształtuje się odmiennie niż dla *T. lucii*. Szukając odpowiedzi na to pytanie należy zanalizować warunki termiczne wody i dna jezior w okresie zimowym. Opierając się na danych z literatury limnologicznej trudno jest przedstawić schemat stosunków panujących w okresie zimy we wszystkich zbiornikach wodnych. Układ stosunków termicznych zależy bowiem od wielu czynników nie tylko morfologicznych i fizykochemicznych jeziora, lecz również klimatycznych w danym okresie. Ogólnie jednak można przyjąć, że im dłużej nie następuje pokrycie lodem powierzchni wody, tym bardziej i głębiej woda się ochładza, szczególnie gdy misa jeziora jest płytka i rozległa. Najczęściej pionowy układ temperatur w styczniu i lutym wynosi od 0°C pod lodem do 2°C, a najwyżej 3°C w przydennych warstwach wody w jeziorach średnio głębokich. Większość autorów przyjmuje, że temperatura jezior przy dnie w okresie stagnacji zimowej tylko w wyjątkowo sprzyjających okolicznościach osiąga 4°C, przypadki takie zachodzą przeważnie w jeziorach głębszych o niewielkiej powierzchni lub takich, gdzie w osadach dennych odbywają się intensywne procesy fermentacji, lub wreszcie wtedy, gdy pokrycie

lodem następuje w październiku lub listopadzie. Jak podają Bogosławskij i Murawiejskij (1955) oraz Lepniewa (1950), w połowie zimy, a więc w styczniu-lutym, przydenne warstwy wody mogą ulegać pewnemu ogrzaniu wskutek oddawania przez dno nagromadzonego w czasie lata ciepła. Istnieje więc możliwość, że w lutym temperatura wody przy dnie w jeziorach głębszych może dochodzić do 4°C. Niedostateczna ilość prac z dziedziny termiki dna jezior w okresie stagnacji zimowej nie pozwala na podanie konkretnych danych, należy jednak przypuszczać, że wskutek procesów fermentacyjnych temperatura w osadach dennych jest zawsze trochę wyższa niż sąsiadujących warstw wody. W marcu następuje dalszy proces nagrzewania wód w jeziorach wskutek promieniowania słonecznego, które poprzez lód nagrzewa silnie powierzchniowe warstwy wody powodując w konsekwencji zwyżkę zapasów ciepła w zbiorniku wodnym (Ruttner, 1940). Równocześnie z zejściem lodów następuje okres homotermii, tzn. wyrównania temperatury wody w całym jeziorze, która osiąga wówczas około 4°C od powierzchni do dna. W kwietniu zaś promieniowanie słoneczne dostarcza dużych ilości ciepła nagrzewając znacznie wodę, zwłaszcza przy brzegach. W takich mniej więcej warunkach zachodzi najintensywniejsze jajeczkowanie *T. lucii*, przypadające na luty, marzec i częściowo kwiecień. Jest to okres, gdy w stosunkach termicznych następuje przejście od stagnacji zimowej do wiosennej homotermii. Wszystko więc wskazuje na to, że jajeczka spadając na dno znajdować się mogą w tym czasie w temperaturze zbliżonej do 4°C, tym bardziej jeśli trafią na dno muliste, bogate w związki organiczne. Zdolność do rozwoju jajeczek powyżej 2°C można więc tłumaczyć jako wyraz przystosowania wytworzonego ewolucyjnie przez warunki, w jakich jajeczka najczęściej przebywały.

Różnorodność zbiorników wodnych i panujących w nich warunków pozwala przypuszczać, że nie we wszystkich jeziorach, gdzie występują żywiciele *T. lucii* należy spodziewać się występowania tego tasiemca. Teoretycznie większe jest prawdopodobieństwo masowego występowania *T. lucii* w zbiornikach głębszych o niewielkiej powierzchni niż płytkich i szeroko rozlanych. Dane z literatury zdają się potwierdzać to przypuszczenie. Wiśniewski (1955) stwierdza niezwykle mały procent występowania *T. lucii* w jeziorze Drużno, mimo iż jego żywiciele ostateczni, zarówno szczupak jak i okoń, są rybami pospolitymi w tym jeziorze. Wiśniewski tłumaczy ten fakt okresowym i nielicznym występowaniem w jeziorze Drużno głównych pierwszych żywicieli pośrednich, jak *Cyclops strenuus*

strenuus Fischer i *Cyclops vicinus* Ulj., są tam natomiast żywiciele pomocniczy, jak *Acanthocyclops bicuspidatus* (Claus) wykazujący stosunkowo dużą intensywność i ekstensywność zarażenia w eksperymencie (Michajłow, 1932, co potwierdzają również moje doświadczenia), oraz *Acanthocyclops vernalis* (Fischer), *Macrocyclops albidus* (Jurine) i *Macrocyclops fuscus* (Jurine). Wydaje mi się, że brak głównych żywicieli przy obecności zastępczych nie jest jedyną przyczyną sporadycznego występowania *T. lucii* w jeziorze Drużno. Fakt, że jezioro to jest płytkie (średnia głębokość 3 m), szeroko rozlane i przepływowe, sprawia, że musi ono ulegać jesienią i zimą silnemu oziębieniu. Nasuwa to przypuszczenie, że czynnik termiczny może grać w tym przypadku decydującą rolę, jeśli chodzi o występowanie *T. lucii*. Kozicka (1953, 1956), badając pasożyty ryb w jeziorach mazurskich, stwierdza wysoki procent (85%) zarażenia *T. lucii* w jeziorze Tajty, głębokim (34 m) i niezbyt rozległym. Wysoki procent zarażenia ryb przez *T. lucii* charakterystyczny jest również dla jeziora Gołdapiwo (36 m) i Kortowo (17 m). W jeziorach płytszych i rozległych bywają miejsca, gdzie zarażenie tym tasiemcem osiąga wysoki procent, co wskazuje na jego ogniskowość, prawdopodobnie zależną od specyficznych warunków biotopu. Z badań innych autorów wynika, że *T. lucii* jest dość pospolitym tasiemcem szczupaka i okonia w jeziorze Wigry (73 m).

Dane te uzasadniają w dużym stopniu przypuszczenie, wysnute z wyników moich doświadczeń, o większych możliwościach rozwoju *T. lucii* w jeziorach głębszych o mniejszej powierzchni, a więc takich, w których temperatura wody przy dnie może dochodzić pod lodem w okresie zimy do 4°C. Wynika stąd, że o występowaniu *T. lucii* (a być może i innych tasiemców o podobnych cyklach rozwojowych) w danym zbiorniku wodnym decyduje nie tylko obecność głównych lub pomocniczych żywicieli ostatecznych i pośrednich, lecz także czynniki biotopu mające wpływ na swobodnie żyjące postaci pasożyta (jajeczka, korcidia). W odniesieniu do *T. lucii* wykazano wpływ stopnia zasolenia wody na tempo rozwoju embrionalnego, procent wylęgających się z jajeczek larw i czas trwania wylęgu (Michajłow, 1939). Moje doświadczenia wskazują na wpływ temperatury zarówno na tempo rozwoju embrionalnego, procent wylęgających się z jajeczek larw i czas trwania wylęgu, jak i na zmienność wskaźnika inwazyjności populacji larw w stosunku do pierwszych głównych żywicieli pośrednich.

Streszczenie wyników

1. W temperaturze 0—2°C rozwój embrionalny jaj *T. lucii* zostaje zahamowany i do wylęgu larw nie dochodzi. Po 42 dniach wszystkie zarodki giną.

2. W temperaturze 2—4°C następuje wylęg 58—61% larw po 21—23 dniach od wstawienia jajeczek do chłodni. Procentowy wskaźnik inwazyjności populacji tych larw wynosi 66,6.

3. W temperaturach od 5°C do 20°C przebieg rozwoju larw, poza różnicami w tempie zmian embrionalnych, zachodzi bez zakłóceń. Procent wylęgu waha się od 75 do 99, wskaźnik inwazyjności od 85,5 do 100. Oba te elementy w temperaturze 5°C osiągają wartość prawie najwyższą, notowaną także w temperaturze 20°C. Na tej podstawie temperatury 5—20°C przyjęto jako jeden przedział temperatur (tab. II).

4. Analiza wskaźnika procentu wylęgłych larw i wskaźnika inwazyjności populacji larw, pochodzących z hodowli prowadzonych w temperaturach 0—2°C, 2—4°C, 5—20°C, wykazuje wyraźne różnice. W temperaturze 0—2°C rozwój jest zahamowny i wylęg nie następuje, w temperaturze 2—4°C wylęga się 58% larw, a wskaźnik inwazyjności ich populacji osiąga 66,6, w temperaturze 5—20°C rozwój hodowli zachodzi bez zakłóceń, a odpowiednie wskaźniki w temperaturze 5—6° oraz 18—20°C różnią się między sobą jedynie nieznacznie (tab. I i II).

5. Z wyżej przedstawionych danych wynika, że przy temperaturze 4—5°C następuje znaczny skok, wyrażający się we wzroście procentu wylęgłych larw oraz wskaźnika inwazyjności populacji tych larw (wykres), co wskazuje na istnienie temperatury krytycznej, powyżej której rozwój zachodzi bez większych zakłóceń. Za temperaturę krytyczną można przyjąć 4°C.

6. Odmiennie kształtujące się granice wytrzymałości zarodków i larw na niższe temperatury u różnych gatunków tasiemców (Markowski, 1935; Freeman, 1952; Fiedorow, 1956) upoważniają do używania pojęcia specyficzności termicznej.

7. Specyficzność termiczna jest prawdopodobnie wyrazem przystosowania gatunku *T. lucii* do warunków panujących przy dnie jezior (Bogosławskij, Murawiejskij, 1955; Lepniewa, 1950; Ruttner, 1940) w miesiącach jajeczkowania (luty, marzec, kwiecień).

8. Na podstawie uzyskanych eksperymentalnie wyników oraz danych z literatury (Wiśniewski, 1955; Kozicka, 1952, 1956) można przypuszczać, że masowe występowanie *T. lucii* w jeziorach uzależnione jest w dużej mierze nie tylko od występowania żywicieli pośrednich i ostatecznych, lecz także od niektórych czynników biotopu, jak na przykład temperatury wody w warstwach przydennych jeziora na przełomie stagnacji zimowej i homotermii wiosennej.

Adres autorki:
Zakład Parazytologii PAN
Warszawa, Pasteura 3

LITERATURA

1. Bogosławskij B. B.,Murawiejskij C. D. — Oczerki po ozierowiedienju. Moskwa, 1955.
2. Freeman R. S. — Temperature as a Factor Affecting Development of *Monoecocestus (Cestoda: Anoplocephalidae)* in Oribatid Mites. Experim. Parasit., I, 3, 1952.
3. Fiedorow B. G. — Wlijanije niekotorych wniesznych faktorow na razwitije jaic szirokawo lientieca *(Diphyllobothrium latum* L.). Zooł. Żurn., XXXV, 5, 1956.
4. Guttowa A. — O inwazyjności onkosfer *Triaenophorus lucii* (Müll.) i jej zmienności. Acta Parasit. Polon., III, 19, 1955.
5. Kozicka J. — Pasożyty ryb w jeziorze Tajty. Roczn. Nauk Roln., 67-D, 1953.
6. Kozicka J. — Pasożyty ryb jeziora Gołdapiwo. Wiad. Paraz., II, 5, Suppl., 1956.
7. Lepniewa S. G. — Żiźń w ozierach. Żiźń priesnych wod SSSR. III, 257—552, 1950.
8. Markowski St. — Wpływ zmian środowiska na rozwój jaj *Bothriocephalus scorpii* (Müll.). Bull. de l'Acad. Pol., S. B., II, 1935.
9. Michajłow Wł. — Les adaptations graduelles des Copepodes comme premiers hotes intermediaires de *Triaenophorus nodulosus* Pall. Annal. de Parasit., X, 4, 1932.
10. Michajłow Wł. — *Triaenophorus lucii* in Süss- und Meerwasser. Zool. Poloniae, 3, 1939.
11. Michajłow Wł. — „Stadialność" rozwoju niektórych tasiemców *(Cestoda)*. Annal UMCS, 6, 3, 1951.
12. Ruttner F. — Grundriss der Limnologie. Berlin, 1940.
13. Vogel H. — Studien zur Entwicklung von *Diphyllobothrium*. I Teil. Zeitschr. f. Parasit., 2, 5, 1930.
14. Wiśniewski W. L. — Zagadnienia biocenologiczne w parazytologii. Wiadom. Parazyt., I, 1955.

SUMMARY

In the present work, the author presents the results of her research on the effect of temperature on the embryonic development, the death-rate of embryos and the invadability rate of larval populations hatched from the eggs of *Triaenophorus lucii* (M ü l l.) kept at temperatures of 0—2°C, 2—4°C, 5—6°C and 20°C, and endeavours to find the reason for the great susceptibility of the early development stages of *T. lucii* to lower temperature. The research was carried out in two winter-spring seasons (1. II — 15. V. 1956 and 1. II — 1. V. 1957). The eggs came from live tapeworm specimens and *Cyclops strenuus strenuus* F i s c h e r, regarded as the chief first intermediate host of *T. lucii* (M i c h a j ł o w, 1932), was used as intermediate host. The eggs were kept in glasses in a cold-room and the following experiments were made on them:

(1) Changes taking place in the eggs and their rate were observed daily.

(2) When the hatching started the water with the hatched-out coracidia was removed every day and the degree of invasion capacity in te whole larval population was examined by determining the invadability rate, i. e. the relation of the average number of larvae found in *Cyclops* contacted with the given culture to the average of larvae found in *Cyclops* contacted with the control culture (i. e. one kept at indoor temperature). The relation, expressed in the formula $\frac{S_d}{S_k} \cdot 100$ (G u t t o w a, 1955—56), varies depending on the temperature at which the eggs are kept.

(3) The hatching percentage was determined after the hatching was over. It consisted in the relation of the number of eggs abandoned by the larvae to that of eggs containing dead embryos.

(4) A control culture was continued (at 18—20°C.) to compare the results and check the power of resistance of *Cyclops*.

The contact of *Cyclops* with the coracidia took place in glasses to which the water with freshly hatched coracidia was removed every day from above each of the egg cultures. After two hours' contact *Cyclops* were isolated in individual cultures and repeatedly observed. A total of 1,320 *Cyclops* contacted with the coracidia were examined. The following results were obtained:

(a) At 0—2°C., the embryonic development of *T. lucii* eggs is stopped, there is no hatching, all embryos die in 42 days.

(b) At 2—4°C., 58—61% of larvae hatch out in 21—23 days after

the stowing of the eggs in the cold-room. In contradistinction from *Diphyllobothrium latum* (Vogel, 1930) the hatching takes place in darkness. The invadability rate of the population of these larvae amounts to 66.6%.

(c) At 5—20°C., the development of the larvae is undisturbed, there being some differences in the rate of embryonic changes only. The hatching percentage varies from 75 to 99 and the invadability rate from 85.5 to 100. Both these elements reach at 5°C. the almost highest level also recorded at 20°C. It was on this basis that the temperatures from 5 to 20°C. were accepted as one division (Table II).

(d) Analysis of the percentage of larvae hatched and of the invadability rate of the larval populations from the cultures kept at 0—2°C., 2—4°C., 5—20°C. shows clear differences. At 0—2°C., the development is stopped and there is no hatching; at 2—4°C., 58% of larvae hatch out and the invadability rate of their population amounts to 66.6; at 5—20°C. the development of the culture is undisturbed, and at 5—6°C. and 18—20°C. the rates in question differ but slightly from each other (Tables I & II).

(e) It follows from the above presented results that there occurs a considerable bound at 4—5°C. consisting in a higher percentage of larvae hatched and in a higher invadability rate of the population of these larvae (see Diagram) which suggest that there is a critical temperature above which the development continues without major disturbances. 4°C. may be accepted as the critical temperature.

(f) Different limits of resistance of embryos and larvae to lower temperatures for various tapeworm species (Markowski, 1935; Freeman, 1952; Fiedorow, 1956) warrant the use of the term „thermal specificity".

(g) Thermal specificity probably reflects the accommodation of the species *T. lucii* to conditions prevalent at the bottom of lakes (Bogoslawskij and Murawiejskij, 1955; Lepniewa, 1950; Ruttner, 1940) in the ovulation months (February, March and April).

(h) The experimental results and the findings of other authors (Wiśniewski, 1955; Kozicka, 1952, 1956) warrant the supposition that the mass occurrence of *T. lucii* in lakes depends largely not only on the occurrence of intermediate and final hosts, but also on some factors of the biotope, e. g. the temperature of the water in the bottom layers of a lake during the transition from winter stagnancy to spring homothermy.